

4677

PROVINCIA DE ENTRE RÍOS
MINISTERIO DE EDUCACION
DIRECCION GENERAL DE CULTURA

MEMORIAS
DEL
MUSEO DE ENTRE RÍOS
CIENCIAS NATURALES - ANTROPOLOGIA - INDUSTRIAS

REPUBLICA ARGENTINA

No. 29

ZOOLOGIA

W. J. Brown
UN CASO DE EVOLUCION ERUPTIVA

Eriopheidole symbiotica nov. gen. nov. sp. *C1*

(Himenoptera, Formicidae)

POR

NICOLAS KUSNEZOV

Del Instituto "Miguel Lillo" de la
Universidad Nacional de Tucumán



1952 (1951)
PARANA

MEMORIAS DEL MUSEO DE ENTRE RIOS

(Ciencias Naturales, Antropología e Ind.)

Nº 29 - ZOOLOGIA

Gobernador de la Provincia
General de División RAMON A. ALBARIÑO

Ministro de Educación
Profr. MIGUEL A. TORREALDAY

Subsecretario de Educación
Escrib. Nac. L. ALBERTO TRAVERSARO

Director General de Cultura
Profr. Arquitecto JOSE SERRANO

Director del Museo de Entre Ríos
Profr. VICTOR M. BADANO

Dr. W. L. Brown
with compliments
N. Kuznetsov
15.3.1952

PROVINCIA DE ENTRE RÍOS
MINISTERIO DE EDUCACION
DIRECCION GENERAL DE CULTURA

MEMORIAS
DEL
MUSEO DE ENTRE RÍOS
CIENCIAS NATURALES - ANTROPOLOGIA - INDUSTRIAS

REPUBLICA ARGENTINA

No. 29

ZOOLOGIA

UN CASO DE EVOLUCION ERUPTIVA

Eriopheidole symbiotica nov. gen. nov. sp.

(Himenoptera, Formicidae)

POR

NICOLAS KUSNEZOV

Del Instituto "Miguel Lillo" de la
Universidad Nacional de Tucumán



1951
PARANA

Ein Fall der eruptiven Evolution — *Eriopheidole symbiotica* — eine neue Ameisengattung und Art (Hymenoptera, Formicidae).

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund der vorhandenen Angaben kommt der Verfasser zum Schluss, dass es hier um eine neue Gattung handelt, welche sich erst neuerlich als ein Ergebnis der eruptiven Evolution von dem Mutterstamm der Gattung *Pheidole* abgetrennt hat. Die Vorbedingung der eruptiven Evolution ist in diesem Fall durch die Variabilität der Flügelgeäder in *Pheidole* vertreten, welche als ein Zeichen der konstitutionellen Labilität betrachtet ist (Tabelle, Fig. 1 - 10).

Eriopheidole besitzt keine eigene Arbeiterinnenkaste und ihre sexuellen Formen leben als Social-Parasiten zusammen mit ihrer Mutter-Art *Pheidole obscurior* Forel. Daraus folgt, dass die Vorgänge der Evolution konnten vollkommen ohne Teilnahme der geographischen oder oekologischen Isolation vor sich gehen, d. h. nur als ein Ausdruck innerer organischer Tendenzen.

Die wichtigsten differenziellen Merkmale zwischen *Pheidole* und *Eriopheidole* bieten uns einerseits die Flügelgeäder, welche in *Eriopheidole* progressivere Züge aufweist, und andererseits der Gestalt des Kopfes, welcher in *Eriopheidole* mehr an den Kopf einer *Pheidole*-Arbeiterin erinnert als an den des Weibchen von *Pheidole obscurior*.

Die Flügelgeäder in *Eriopheidole* zeichnet sich durch ihre Variabilität auf die Art und Weise dass ausser der typischen und vom *Pheidole*-Typus am stärksten abweichenden Form (27 Fäelle von 34), auch die atavistischen Formen vorkommen, welche sich durch die Anwesenheit der Discoidalzelle oder rudimentäre zweite Cubitalzelle charakterisieren. Diese Tatsachen sind in dem Sinne interpretiert, dass die Ausbildung der Gattung *Eriopheidole* definitiv noch nicht beendet ist. Das ist eine noch entstehende aber nicht schon entstandene Gattung, obgleich der Unterschied schon bedeutend gross ist.

Mit Bezug auf die Arbeiterinnenlosigkeit schliesst sich der Verfasser an die Gedanken von H. Kutter, der meint, dass die Gattungen, welche keine eigenen Arbeiterinnen haben und damit keine degenerativen, mit der sozialparasitischen Lebensweise gebundenen morphologischen Merkmalen aufweisen, nicht alte, sich sich im Begriffe der nahen Ausstülpung befindende Einheiten darstellen, sondern junge,

im Laufe der progressiven Evolution neuerstandene Gruppen, welche ihre eigenen Arbeiterinnen noch nicht erworben haben. Das ist eine neue, progressive Gattung mit grossen Aussichten weiterer Evolution. und hoechstwahrscheinlich ein Ausgangspunkt einer neuen phylogenetischen Linie. In dem phylogenetischen Schema, welches auf Grund der Gedanken von A. Sewertzoff zusammengestellt (Fig. 10. im Text) nimmt die Gattung *Eriopheidole* die hoechste lage an.

Wie es fuer die neuen phylogenetischen Linien ueblich ist, ist die individuelle Koerpergrosse der Gattung *Eriopheidole* bedeuten kleiner als in den spezialisierten Artengruppen der Gattung *Pheidole*.

S U M M A R Y

On the basis of all available evidence, the author reaches the conclusion that we are dealing in this case, with a genus which was recently separated from the trunk of the genus *Pheidole* as the consequence of an eruptive evolution. The prior condition in this case is variability of the wing nervation which is considered as an indication of certain ~~adaptability~~ variability in the hereditary constitution.

Eriopheidole lacks working-ants and its sexual forms live like social parasites together with their mother species, which is *Pheidole obscurior* Forel. Consequently, it can be admitted that the phenomena of evolution could have taken place with absolutely no participation of geographical or ecological isolation, that is, only as an expression of intrinsic tendencies.

The most important charateristical differences between the genus *Pheidole* and *Eriopheidole* are the wing nervation—which has in *Eriopheidole* the progresive characteristics—and the head conformation which in the female—*Eriopheidole* resembles more closely the head of a working—ant than the female of the *Pheidole obscurior*.

The nervation of the fore wing is distinguished by its variability. In addition to the typical form—which is the farthest from the type *Pheidole*, (27 out of 34 cases) are also found the atavic forms when are present the discoidal cell or the rudimentary cubical cell. That is to say that the formation of the genus *Eriopheidole* has not reached its final stage. The genus is found, also, in the process of its formation. Although the difference is already great between *Eriopheidole* and *Pheidole*, the former has not definitely forme itself.

With respect to the absence of working—ants of its own, the author adheres to the ideas of H. Kutter, who believes that the genera without their own working—ants, which do not reveal degenerative characteristics, actually related by the living habits of social parasites, do not represent old systematic units (which would be on their way to extinction) but young units, which appeared in the course of its progressive evolution and which still have not acquired their own working—ants. *Eriopheidole* is a recent genus which has indications of future evolution and, very probably, represents the point of departure of a new field in Philogenetics. In the Philogenetic scheme drawn on the basis of the concepts of A. Sewertzoff, the genus *Eriopheidole* occupies the highest place of all. As it is common in new Philogenetic line size of the individual *Eriopheidole* is smaller than those of the specialized groups in the genus *Pheidole*.

INTRODUCCION

Los datos paleontológicos comprueban que el desarrollo de distintas líneas filogenéticas **no sigue** a través de los tiempos con igual intensidad, sino que se observan períodos de la evolución rápida alternados con las épocas de cierto estancamiento. La aparición repentina de la diversificación en un grupo de organismos se llama evolución eruptiva (1).

Las características deducidas y el orden de la evolución eruptiva, son (según Cloud, 1 c.) las siguientes. Primero, la aparición relativamente repentina de una variabilidad considerable; segundo, probable disponibilidad y proximidad de una cantidad de los nichos ecológicos y por fin la creciente presión selectiva, cuyas consecuencias son: eliminación de los elementos no, o poco adaptables y la fase evolutiva mejor surcada para los linajes particulares.

En el pasado geológico distintas líneas filogenéticas han pasado por los períodos de intensa diversificación, algunas repetidas veces. Tales momentos de la evolución eruptiva no son raros en los grupos relativamente nuevos antes de su estabilización y ajustamiento a los nichos ecológicos particulares. Sin embargo ellos pueden ocurrir aparentemente en casi cualquier momento de la historia de un grupo. Los momentos de la evolución eruptiva están separados entre sí por las épocas de menor diversificación, de modo que en un esquema de las relaciones filogenéticas los momentos de la evolución eruptiva aparecen como nudos de abanicos, separados por líneas rectas.

Los fenómenos de la evolución eruptiva no son simultáneos en distintos grupos. Cada grupo tiene sus propios ritmos del desarrollo. Esto significa que la evolución eruptiva no es un producto de los factores ambientales sino de las causas intrínsecas orgánicas (2).

Por eso es posible encontrar los fenómenos de la evolución eruptiva en la

(1) Cloud Jr., P. E., 1948.

En este trabajo su autor menciona los fenómenos de la evolución eruptiva en las faunas sudamericanas de *Ungulata*, en graptolitos, *Rhizopoda Fusulinoides* y en *Brachiopoda Terabratuloidea*.

(2) Recién han sido publicadas las consideraciones de algunos autores, que tocan en parte el problema de los ritmos de evolución y de la evolución eruptiva: Zeuner, F. E. Times rates in organic evolution. Proc. Linn. Soc. London, 1951. 162: 124,130; Small, James. Discussion on times rates in evolution, en Ibid. pp. 130,134; Schindewolf, O. H. Geologische Zeitund organische Entwicklung, en Ibid. 134-139. Además hay una crítica de los conceptos de Small por R. Ross.

actualidad.

En este sentido es interesante un género nuevo de hormigas, encontrado en el Parque General San Martín, prov. de Entre Ríos. Se trata de **Eriopheidole symbiótica** n. gen., n. sp., representante de la tribus **Pheidolini**, que forma parte de la sub-familia **Myrmicinae**.

El género surgió de **Pheidole** adquiriendo los caracteres genéricos nuevos, que no están fijados definitivamente todavía. El género está todavía en el estado de formación y representa la etapa inicial de una línea filogenética nueva.

ERIOPHEIDOLE gen. nov.

El género pertenece a la tribus **Pheidolini** y tiene los siguientes caracteres. Carece de obreras de modo que solamente hembras y machos están presentes. Vive en simbiosis con **Pheidole**. Dimorfismo sexual es bien acentuado en lo que se refiere a los caracteres sexuales secundarios, tales como conformación de la cabeza, mandíbulas, antenas, torax (epitorax especialmente), peciolo y postpeciolo.

La nervadura del ala anterior es del mismo tipo en ambos sexos, siendo variable en forma individual de modo que en la mayoría de los casos se puede ver en el campo cubital solamente una celda cerrada, la cual representa el producto de la fusión de las celdas cubitales primera y segunda con la discoidal (fig. 1 a). En otros casos, la celda cubital primera puede estar unida con la discoidal, habiendo desaparecido la segunda celda cubital (fig. 1 b), o estar presentes única celda cubital producida por la fusión de las celdas primera y segunda y la celda discoidal separada (fig. 1 c) o, por fin, son separadas entre sí las celdas discoidal, cubital primera y cubital segunda, teniendo en este caso

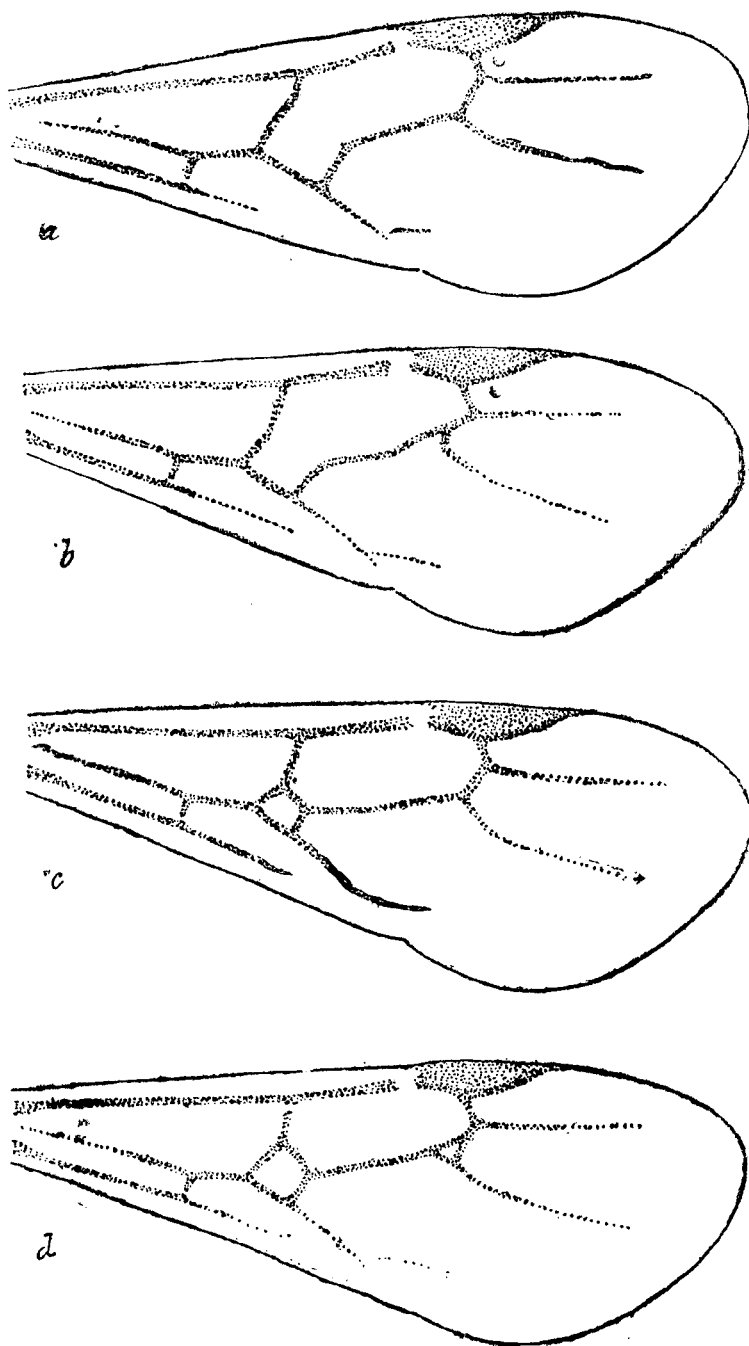


Fig. 1. — *Eriophel'dole symbiotica*. Nervadura del ala anterior
variantes a, b, c, d)

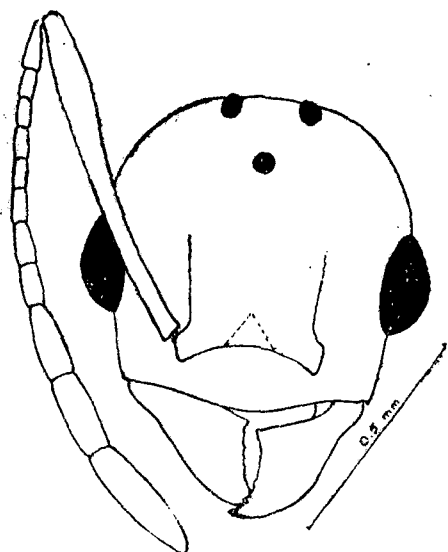


Fig. 2. — *Er. Symbiotica*, hembra, cabeza vista frontal



Fig. 3. — *Er. Symbiotica*, hembra, cabeza vista dorsal

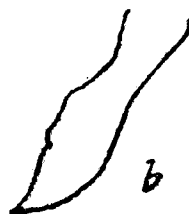
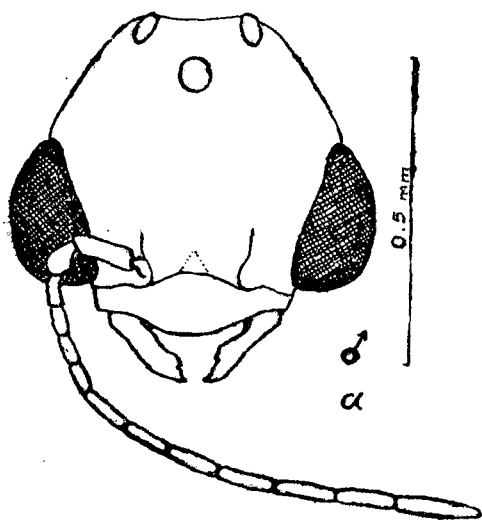


Fig. 4. — *Er. Symbiotica*, macho a) vista frontal, b)

La última carácter rudimentario. La celda radial siempre muy incompleta.

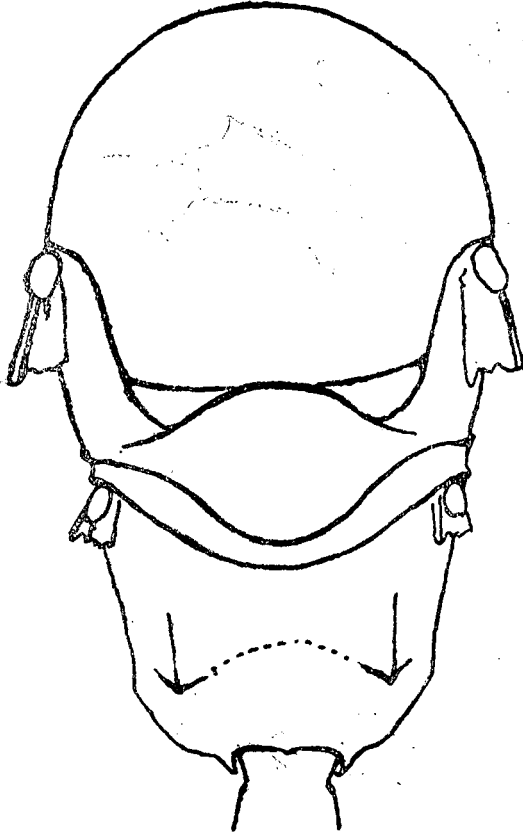


Fig. 5. — *Er. Symbiotica*, hembra, torax vista dorsal

larga como ancha, arqueada en forma regular detrás de los ojos, lo que hace recordar obreras de algunas especies de **Pheidole** más que las hembras correspondientes tanto en su aspecto frontal (fig. 2), como en el dorsal (fig. 3). La parte cervical de la cabeza es muy angosta (más que en macho) y tiene un reborde marginal, como lo tienen las obreras de **Pheidole** en el grupo **bergi**.

En macho la cabeza es absoluta y relativamente más pequeña y tiene los contornos trapezoidales, siendo los ojos y ocelos mucho más desarrollados que en hembra y las mandíbulas, al contrario, reducidas.

La conformación del tórax (fig. 6) es del mismo tipo tanto en hembra como en macho con la diferencia que el de hembra tiene fuertes dientes epinotales, ausentes en macho y las proporciones son mayores en hembra en comparación con macho. Además el tórax de macho carece de los surcos de Mayr y los parapsidales.

Pecíolo en hembra tiene dos dientes laterales agudos sobre el dorso de su nudo, mientras en macho el nudo es redondeado arriba, así como postpecíolo en ambos sexos.

Antenas en hembra de 12, en macho de 13 artículos respectivamente. Su conformación es del mismo tipo que en el género **Pheidole**, es decir las de hembras tienen un escapo largo y la maza funicular de 3 artículos, bien separadas del resto del funículo, mientras las de macho son filiformes, siendo el escapo muy corto. En hembras el escapo sobrepasa bien el margen occipital de la cabeza. Todos los artículos antenales en hembra así como los de macho excepto del primer artículo del funículo son más largos que espesos.

Mandíbulas bien desarrolladas en hembra y reducidas en macho (fig. 2 ó 4).

Pálpos maxilares tienen 3 y los labiales 2 artículos respectivamente, es decir lo mismo que en **Pheidole**, sin embargo son muy cortos y relativamente mucho más espesos (fig. 7 a, b).

La conformación de la cabeza es muy distinta en hembra y macho, como en el género **Pheidole**.

En hembra la cabeza es casi tan

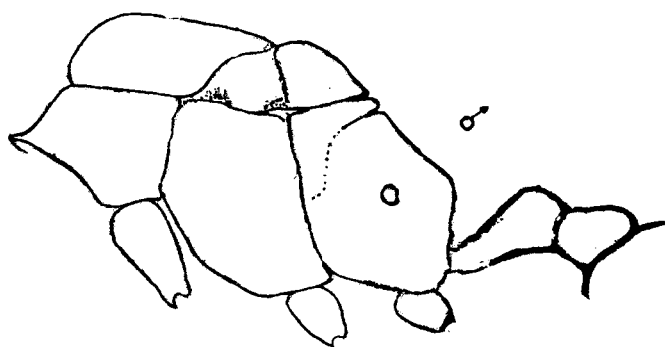
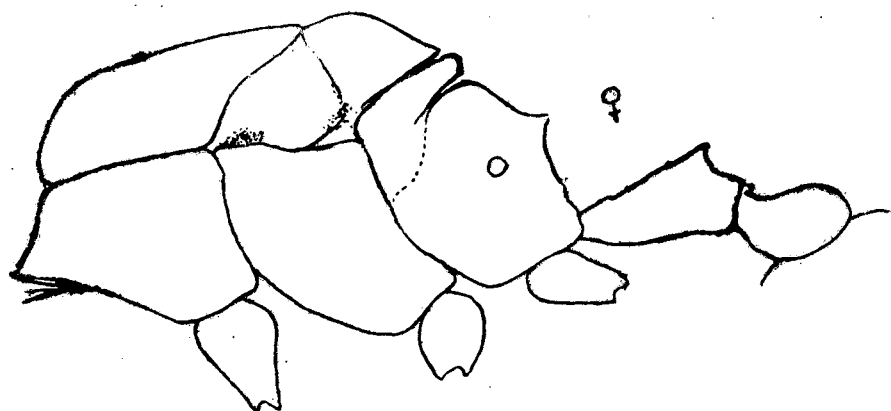


Fig. 6. — *Er. Symbiotica*, perfil del torax, hembra y macho

***ERIOPHÉIDOLE SYMBIOTICA* sp. nov.**

Hembra. Largo total del cuerpo, 3,3-3,5 mm. Largo del ala anterior, 3 mm. aproximadamente.

Color pardo oscuro variable, siendo casi negro sobre el frente, vértice, pronoto, scutelo y epinoto; los escapos, por parte las pleuras, peciolo, postpectiolo y abdomen son un poco más claros. Tarsos de color pardo amarillento. Nervadura alar de color pardo más o menos oscuro.

Escultura en general muy reducida. Cabeza lisa y lustrosa, excepto pocas y finas estrías al lado de las aristas frontales. Torax en general liso y lustro

troso; sólo la parte inferior de meso-pleuras tiene una reticulación fina y algunas arrugas finas y bastante regulares; las epipleuras son más groseramente esculturadas, chagrinadas en su parte superior y arrugadas en la inferior.

Pilosidad distribuida bastante regularmente, sobre todo el cuerpo, es rala, muy fina y larga, de color muy claro casi blanco. Es erecta y relativamente más larga

sobre la cabeza, tórax y abdomen; oblicua o a veces aún casi apretada sobre las patas, donde es mucho más corta excepto pocos pelos largos y muy finos sobre las tibias. Antenas solamente con los pelos oblicuos, que son bastante cortos y bastantes densos.

Cabeza, sin tomar en consideración los ojos, es un poco más larga que ancha, con los costados un poco convergentes hacia adelante y el margen occipital, que forma un arco regular inmediatamente detrás de los ojos sin ángulos occipitales perceptibles. (fig. 2). Vértice detrás de los ocelos posteriores es bastante ancho y muy poco convexo en el sentido longitudinal. La parte occipital de la cabeza (vista dorsal fig. 3) es muy angosta en la articulación con el torax, formando un reborde marginal. Mandíbulas muy fuertes con el margen masticatorio bien distinto y denticulado (además de 2-3 denticulos hay un diente apical bastante fuerte y subapical relativamente más pequeño), separado del margen interior por un ángulo agudo. Su margen exterior es cóncavo en su mitad basal.

Ojos grandes y convexos, colocados sobre los costados de la cabeza poco antes de su mitad. Distantes de las inserciones mandibulares por un espacio menor al diámetro mayor de los ojos mismos (fig. 2).

Clipeo con el margen anterior arqueado y muy pequeña y poco profunda escotadura mediana, con la parte mediana convexa transversal y longitudinalmente; sin una carena.

Frente con dos aristas frontales casi paralelas, que son distantes entre sí más que cada una de ellas del costado correspondiente de la cabeza; las aristas sobrepasan dirigiéndose hacia el vértice la línea que une los centros de los ojos. Además el frente tiene una carena mediana longitudinal muy poco pronunciada.

Los escapos antenales son poco espesos y ligeramente curvados cerca de su base, tienen su espesor máximo en su mitad apical y sobrepasan el margen occipital de la cabeza por aproximadamente $1\frac{1}{5}$ de su largo. Todos los

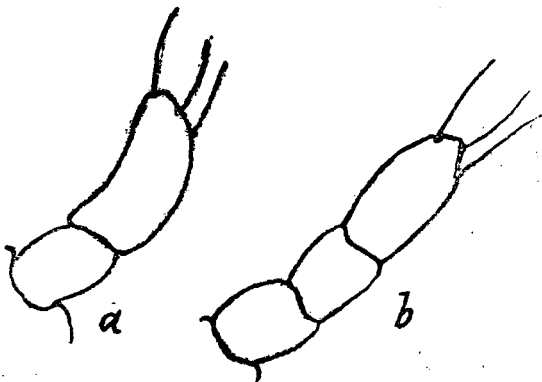


Fig. 7. — *Er. Symbiotica*, palpos: a-labial, b-maxilar

artículos del funículo son más largos que espesos. Los tres últimos de ellos forman una maza terminal compuesta de tres artículos, bien separada del resto del funículo y un poco menos larga que los artículos 1-8 del funículo en su conjunto.

Pronoto (vista dorsal fig. 5) arqueado en forma regular antes de las inserciones de las alas anteriores y muy poco convexo en el sentido longitudinal (vista lateral, fig. 6) Scutelo muy convexo. Epinoto con un par de dientes triangulares fuertes y agudos, dirigidos hacia atrás y un poco hacia arriba. Su cara basal es cóncava en el sentido transversal, siendo bordeada lateralmente por las carenas longitudinales finas, que pasa de los dientes arriba mencionados, prolongándose hacia atrás en la cara declive sin formar un ángulo perceptible.

Peciolo, visto de arriba (fig. 8 a), es trapezoidal con el pedúnculo an-

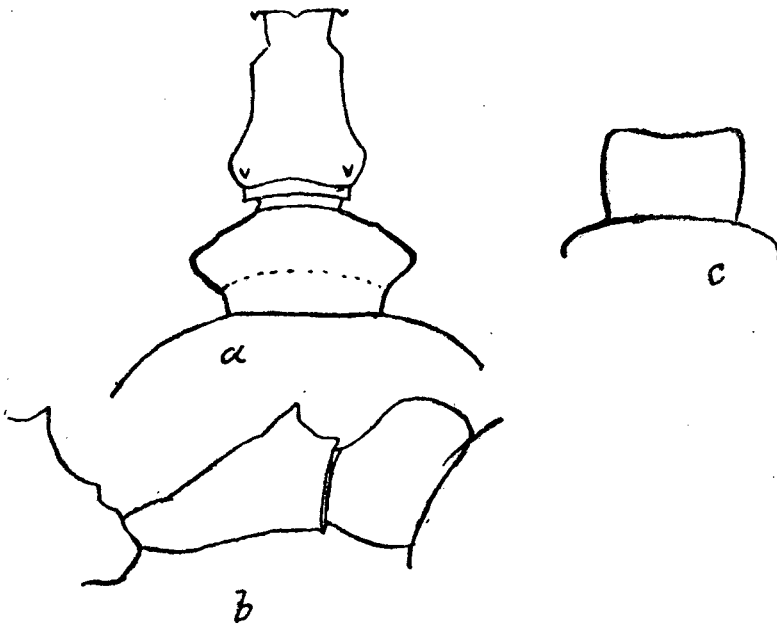


Fig. 8. — *Er. Symbiotica*, hembra, a) peciolo y postpeciolo, vista dorsal. b) lo mismo vista lateral; c) p^eciolo, vista de atrás

terior muy corto, es más ancho en su cuarto posterior, donde su nudo tiene una cresta transversal que se presenta de perfil como un diente agudo (fig. 8 b, vista lateral) y vista de atrás, como una elevación con ángulos laterales obtusos (fig. 8 c).

Postpeciolo transversal, más ancho que el peciolo, con los ángulos laterales subagudos (fig. 8 a).

Abdomen oval, de 4 segmentos visibles no comprimidos ni en el sentido transversal, ni tampoco en el lateral.

ERiopHEIDOLE SYMBIOTICA n. gen. n. sp.

Macho. Largo del cuerpo 2,6—2,8 mm., del ala anterior 2—2,2 mm. Color pardo sucio, en general más claro que el color de hembra. Cabeza y noto del torax del pardo más oscuro. Mandíbulas, antenas y patas, especialmente sus tarsos amarillo sucio, bastante claro. Escultura reducida en comparación con hembra. En general el cuerpo es liso y lustroso excepto mesopleuras, epipleuras y por parte epinoto, que son microscópicamente reticulados y por parte arrugados. Pilosidad erecta u oblicua como en hembra. Pubescencia ausente. Cabeza de contornos trapezoidales con el mayor ancho en su tercio anterior (junto con los ojos) o inmediatamente detrás de los ojos (sin tener en cuenta los ojos mismos). Los ángulos occipitales bien redondeados son distintos, colocándose lateralmente con respecto a los ocelos posteriores; el margen occipital un poco escotado. Clipeo convexo con el margen anterior arqueado. Ojos muy grandes y muy convexos, poco distantes de las inserciones mandibulares; son relativa y absolutamente más grandes que los ojos de la hembra. Ocelos son también relativamente grandes y muy salientes sobre el vértice. Mandíbulas débiles con el margen masticatorio distinto, separado del margen interior por un ángulo obtuso y provistas cada una de un diente apical y de un pequeño dentículo mediano. Frente con las aristas frontales muy cortas, más distantes entre sí que de los costados correspondientes de la cabeza. Escapos antenales son cortos (fig. 4) más cortos que la distancia entre las aristas frontales, aproximadamente tan largos como dos primeros artículos del funículo. El artículo primero del funículo globular, más espeso que otros artículos del funículo; los artículos 2 - 5 son mucho más largos que espesos, siendo al mismo tiempo mucho menos largos que todos los artículos distales. Funículo filiforme.

Mesonoto sin surcos de Mayr. Epinoto sin dientes con las caras basal y declive unidas por una amplia curva (fig. 6).

Peciolo en general del mismo tipo como en hembra con la diferencia

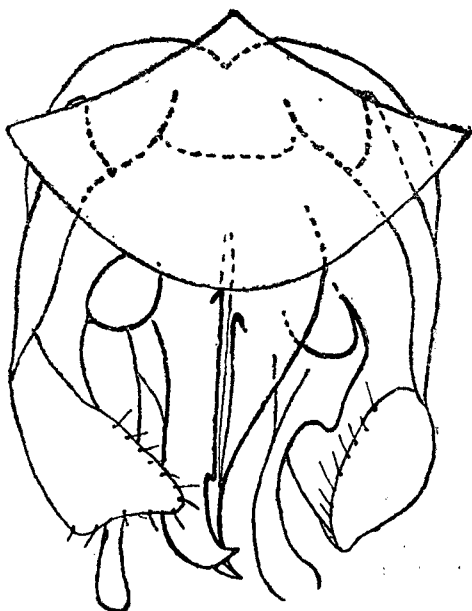


Fig. 9. — *Er. symbiotica*, macho, partes genitales

que su nudo carece de la cresta transversal, siendo redondeado de perfil (fig. 6).

Aparato genital (fig. 9) se difiere por gran desarrollo de volselas.

Material examinado. Un solo lote N° 7177, 18 hembras aladas. 1 hembra desalada y 4 machos. Parque General San Martín, provincia de Entre Ríos. 25 de Mayo de 1951.

Todos los ejemplares fueron hallados simultáneamente en una colonia de **Pheidole obscurior** Forel, que es una especie terrícola y según los caracteres morfológicos de obrera pertenece al tipo de hormiga-cazadora (1).

Variabilidad en el género Pheidole. Como ya hemos dicho en la introducción, la variabilidad acentuada dentro del grupo del cual surge nueva unidad sistemática es una condición previa para la realización de la evolución eruptiva.

El género **Pheidole** tiene un área muy amplia, que abarca partes de todo el mundo. Ya en el año 1922 Emery enumeró 389 especies y 726 formas distintas, de las cuales aproximadamente dos terceras partes son americanas. La mayor diversificación la encontramos en Sud América. Emery subdividió el subgénero **Pheidole** en 7 grupos, de los cuales 6 son exclusivamente americanas y un solo grupo tiene sus representantes en otras partes del mundo. De los 9 subgéneros considerados por Emery (Genera Insectorum, 1922, 174) solamente 3 no tienen sus representantes en Sud América, siendo 4 subgéneros exclusivamente neotropicales. Recién, al estudiar **Pheidole** en la fauna de la Argentina tuve que separar uno de estos "subgéneros" **Elasmopheidole** como un género distinto (Kusnezov, —El Género **Pheidole** en la Argentina, 1950). Como base para la separación sirvieron las particularidades de la nervadura del ala anterior. Se puede verlas en la lámina fig. 6, 7 y 8. Mientras en **Pheidole** (lámina fig. 1) la segunda celda cubital es bien distante de la discoidal y el trozo de la nervadura mediana indicado en la fig. 1 con letra a, es siempre bien desarrollado; en **Elasmopheidole** las nervaduras radial y mediana se separan proximal en comparación son **Pheidole**, de modo que las celdas segunda cubital y discoidal se ponen en contacto, como se puede ver en las fig. 6, 7 y 8 de la misma lámina. En este sentido la diferencia entre **Elasmopheidole** y **Pheidole** es constante, siendo las variaciones dentro de cada uno de los géneros, insignificantes.

Las relaciones en **Elasmopheidole** son más primitivas y por eso se puede

(1) Con respecto a la interpretación taxonómica no existe todavía uniformidad. Emery (General Insectorum, 1922, fasc. 174: 100) y Borgmeier (Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro, 1928, vol. 29: 89) la mencionaron como **Pheidole susannae obscurior**, sin motivar esta interpretación, mientras Mayr, quien era uno de los mejores sistemáticos ya en el año 1887 (Verh. zool. bot. Ges. Wien, 37: 604) a base del estudio del tipo llegó a conclusión de que **obscurior** no pertenece a la especie **susannae**. Solamente el estudio del material abundante y procedente de distintas partes del área muy amplia de **Susannae obscurior** permitiría resolver la cuestión definitivamente. Los ejemplares de Entre Ríos son aún más oscuros que **obscurior** de Misiones identificado por Santschi. Puede ser que se trate de una especie distinta.

considerar **Elasmopheidole** como una "capa inferior" dentro de todo ese grupo. El hecho que la mayoría de las especies de **Elasmopheidole** pertenecen a la fauna de la Argentina, nos permite concluir que el territorio de la Argentina representa uno de los centros importantes y antiguos del desarrollo de todo este grupo, lo que a su turno lo prueban distintos grupos de **Pheidole** sensu stricto, **Macropheidole**, **Brucho-myрма** y **Gallardomyрма**. Los últimos dos carecen de obreras propias y viven como parásitas sociales en los nidos de **Pheidole**. El grupo iba y sigue desarrollándose en el territorio de la Argentina desde tiempos muy remotos. A pesar de que el tipo de la nervadura alar en el género **Pheidole** con dos celdas cubitales típicas se mantiene dentro del género con gran constancia (relaciones normales ver en las figuras 1 y 3 de la lámina), en algunos casos se observan ciertas desviaciones del tipo normal, que aparecen como aberraciones individuales, a veces de carácter teratológico (por ejemplo, en un ala, siendo otra normal), a veces en forma simétrica, aparentemente como los caracteres atávicos o, al revés, progresivos. Los ejemplos se los puede ver en las figuras 2, 4, 9 y 10 de la lámina (ver también la explicación de las figuras); de estos casos los más interesantes son 5 y 9, donde la nervadura adquiere tales caracteres, que no se podría identificar el género basándose sobre la diagnosis del género **Pheidole**. (1) Sin embargo, todos los otros caracteres son típicos para **Pheidole** y los ejemplares anormales se encuentran ordinariamente junto con los completamente normales.

Las anomalías observadas todas tienen carácter de aberraciones. Cualquiera sea la naturaleza de estas aberraciones (teratológicas, atávicas, etc.) la misma existencia de ellas comprueba el hecho de que la constitución del género **Pheidole** está actualmente en el estado de cierta inestabilidad.

Tenemos por eso la condición previa para la aparición de los fenómenos de la evolución eruptiva.

Origen del género Eriopheidole. Se considera ordinariamente que las unidades sistemáticas de hormigas, que carecen de las obreras propias son derivados de las formas normales, en los nidos de las cuales ellas viven. No siempre es posible comprobar esta idea, porque en los casos particulares la diferencia entre la especie huésped y su parásita social es tan grande, que los datos morfológicos no son suficientes para establecer el verdadero parentesco. Así por ejemplo, **Gallardomyрма argentina** Bruch (2), la cual vive junto con **Pheidole nitidula** Em. (especie autóctona en la Argentina) tiene los caracteres morfológicos tan distantes de los de **Pheidole**, que lo único posible es suponer que **Gallardomyрма** es un derivado de **Pheidole**. Lo mismo

(1) Observando la fig. 9 se podría pensar que se trata en este caso de un **Solenopsis**.

(2) Bruch, C. 271 — 275, 1932.

L A M I N A

Nervadura del ala anterior en *Pheidole* y *Elasmopheidole*

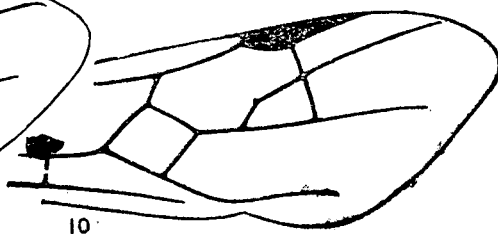
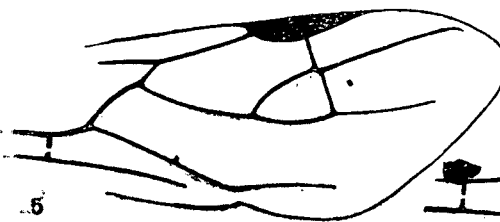
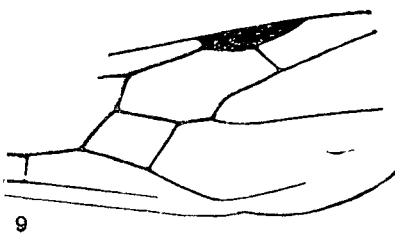
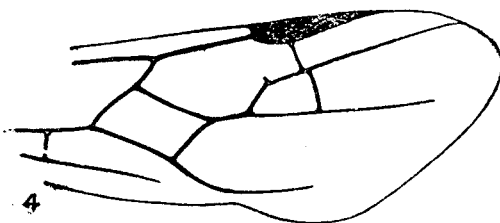
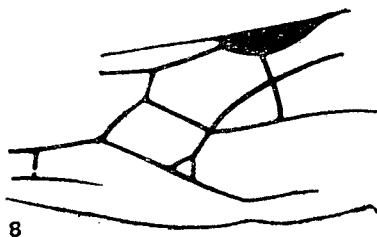
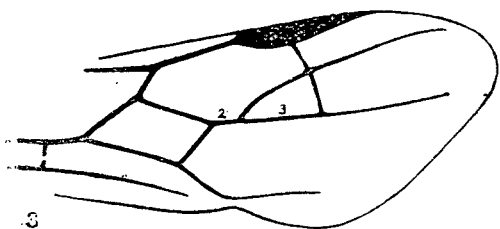
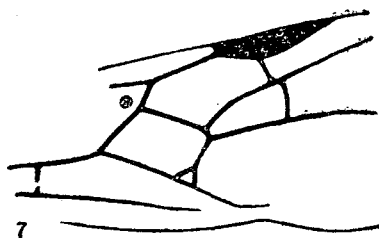
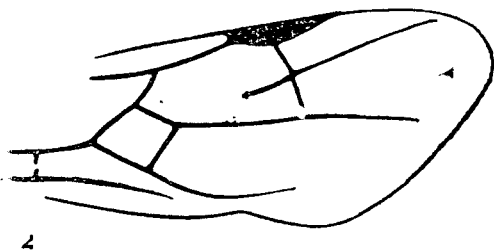
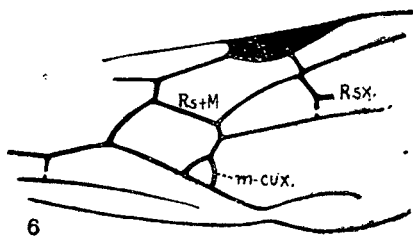
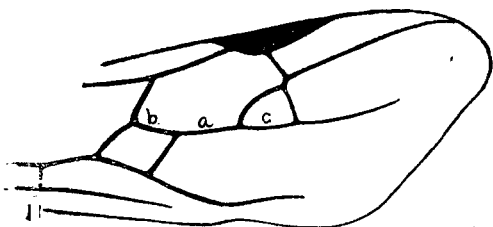
1 y 2 — *Pheidole bergi* Mayr, 1 - Tipo normal, hembra N° 5797, 2 — Tipo anormal, reducción de Rsf2, hembra N° 5797 (variación individual).

3, 4 y 5 — *Macropheidole fimbriata* Roger, 3 - tipo normal, hembra, N° 59; 4 - variación individual, macho No. 85; 5 - variación individual, macho, No. 4724 (desaparición de la celda discoidal).

6, 7 y 8 — *Elasmopheidole aberrans* Mayr, 6. — Tipo normal, excepto las nervaduras adventicias R_{sx} y m-cux, las cuales representan variaciones individuales raras, macho, N° 134; 7. - otra variante del mismo tipo sin R_{sx}, macho. N° 108; 8. - tercera variante del mismo tipo, hembra No. 108 (es de notar la diferencia en las relaciones entre las celdas cubitales primera y segunda y la discoidal, que son distintas en 6 y 7 de un lado y en 8 del otro)

9. — *Pheidole radozskowskii* Mayr - variación individual, reducción completa de r-m y conservación a consecuencia de una sola celda cubital cerrada, que es la primera, lo que representa un caso excepcional en *Pheidole*; hembra N° 7622.

10. — *Pheidole spininodis* Mayr - tipo normal para esta especie, excepto la presencia del rudimento de la nervadura transversal primera radial, lo que se puede ver también en los casos 2 y 4; hembra N° 3060.



se puede decir con respecto a **Bruchomyrma acutidens** Santschi (1).

En todos los casos de este tipo la aclaración del origen de los grupos correspondientes es dificultada por los rasgos morfológicos degenerativos, que son propios para los parásitos sociales verdaderos.

En otros casos **no** se observan caracteres degenerativos, siendo el parentesco más o menos lejano, completamente claro. Aquí pertenecen, por ejemplo, **Sympheidole** y **Epipheidole** en Norte América (2), **Labauchena** en la Argentina (3).

En este sentido la posición de **Eriopheidole** dentro de las tribus **Pheidolini** es completamente clara.

La mayoría de los caracteres de **Eriopheidole** son los de **Pheidolini**, como se lo puede ver leyendo la descripción. Por ejemplo, las antenas son del mismo tipo como en **Pheidole**, con el grado de diferenciación **inferior** en comparación con las especies más avanzadas de este último género. Aparentemente **Eriopheidole** es menos especializado, lo que hace recordar el fenómeno llamado **paedomorfosis**, un fenómeno que es según Cloud (l. c., p. 331) uno de los más importantes en la teoría de la evolución, pues "paedomorfosis may be well the mechanism that produced or contributed to production of the seemingly bringeless gaps between some major systematic categories".

Siendo bien distinto del **Pheidole** a base de la nervadura alar, el género **Eriopheidole** manifiesta en este sentido cierta variabilidad individual, lo que significa que el género recién "nacido" todavía no ha fijado sus caracteres esenciales, estando en el estado de cierta inestabilidad.

Algunas de las hembras coleccionadas han perdido sus alas, una o ambas, en el acto, de modo que ha sido posible estudiar la nervadura en 20 individuos, con el total de 34 alas.

Las cantidades de distintos casos se pueden ver en el cuadro siguiente: Las indicaciones 1—a, 1—b, 1—c, 1—d se refieren a los tipos de nervadura en la fig. 1. La indicación "e" significa un caso particular no representado en la fig. 1 con dos celdas cubitales separadas y la celda discoidal fusionada con la primera cubital.

	Alas	
	Izquierda	Derecha
1—a	9	10
1—b	2	6
1—c	4	1
1—d	1	—
e	1	—

De los 14 ejemplares con ambas alas, 10 tenían la nervadura simétrica y cuatro la asimétrica (refiriéndose a la fig. 1 fueron representadas las com-

(1) Santschi, F. 1922, 94: 248|251.

(2) Creighton, W. S: 1950.

(3) Santschi, F. 1930.

binaciones: ab, ab, ac, ad.) De las 34 alas, solamente 6 tenían la celda discooidal. Aun cuando esta celda está presente, sus dimensiones son variables, estando la celda en el camino hacia su desaparición definitiva, en calidad de una celda separada. Su desaparición depende de la reducción de la nervadura longitudinal, que la separa de la primera cubital. Mejor dicho, no es una desaparición, sino **fusión** con la primera celda cubital. Este fenómeno es completamente ajeno para **Pheidole**, siendo la nervadura $Rs+M$ (ver lámina, fi. 6) siempre presente y fuerte en este género, así como en **Elasmopheidole**.

Esto significa, que el desarrollo de **Eriopheidole** tomó otro camino en comparación con el **Pheidole** y de los géneros norteamericanos **Sympheidole** y **Eriopheidole**. Nueva dirección del desarrollo es por sí mismo, aparte del grado de las diferencias morfológicas, que son considerables, en nuestro caso es suficiente para considerar a **Eriopheidole** como un género distinto.

RELACIONES ENTRE ERIOPHEIDOLE Y PHEIDOLE OBSCURIOR Forel

A primera vista las hembras de **Eriopheidole** y **Pheidole obscurior** son bastante distintas, de modo que su parentesco inmediato parece, hasta cierto grado, dudoso. Sin embargo, un análisis más detenido de los caracteres morfológicos nos lleva a la conclusión de que son realmente parientes, siendo **Eriopheidole** derivado de **Pheidole obscurior**. En primer lugar, como prueba de esta idea tenemos la conformación del peciolo y postpeciolo, que es muy parecida en ambas. El peciolo tiene casi la misma forma, siendo sin embargo las espinas dorsales de su nudo, agudas en **Eriopheidole**, reemplazadas en **Pheidole obscurior** por los ángulos dorso-laterales romos. Los contornos del post-peciolo (vista dorsal) son casi exactamente los mismos. Este hecho es impresionante, tanto más que en la misma especie **Pheidole obscurior** la conformación del peciolo y postpeciolo es muy distinta en hembra de un lado y soldado y obrera del otro, siendo en el último caso ambos, y el postpeciolo especialmente, mucho menos anchos y además los costados del postpeciolo redondeados y no francamente angulosos como en hembra (ver fig. 8a.). Aún más: esta diferencia no es una particularidad de **Pheidole obscurior** Forel sino se observa en casi la misma forma en otras especies del mismo grupo, por ejemplo en **Pheidole bergi** Mayr y **Pheidole fallax** Mayr. En otros grupos del mismo género esta diferencia puede ser menos acentuada (por ejemplo, en **Macropheidole fimbriata** Rog. y **Pheidole auripilosa** Mayr) o casi nula (por ejemplo, en **Pheidole spininodis** Mayr o **Trachypheidole scapulata** Santschi).

La conformación del tórax también no contradice con la idea del parentesco entre **Eriopheidole** y **Pheidole obscurior**. El tórax en **Pheidole obscurior** es en general un poco más corto y más ancho que en **Eriopheidole** (vista dorsal) y tiene un poco distintas proporciones y el tamaño mucho mayor. Las espinas epinotales están presentes en ambos en casi la misma forma y los perfiles del tórax son muy parecidos (son mucho más parecidos que los perfiles de hembra y macho de **Eriopheidole** entre sí (1).

El estudio del género **Pheidole** en la Argentina (2) ha mostrado que mientras en la conformación del tórax de hembra no hay diferencias considerables, la conformación del peciolo y postpeciolo es muy distinta, de modo que las formas muy parecidas aparecen en forma independiente en distintos grupos dentro del género y no son relacionadas con las formas de vida determinadas. Por ejemplo, el postpeciolo transversal muy ancho con los costados que forman dientes agudos se observa en su forma extrema en las siguientes especies argentinas del género **Pheidole**: **spininodis**, **silvestrii**, **fimbriata**, **risii** y **guillemi-muelleri**, las cuales representan tres formas de vida distintas, es decir, tres grupos adaptados a tres tipos del modo de vida particular. Estos hechos permiten concluir, que la morfología del peciolo y postpeciolo carece del valor adaptativo, siendo neutral en este sentido. Tales caracteres pueden por eso permanecer en el transecurso de evolución sin cambios esenciales, sirviendo como indicadores de las relaciones filogenéticas cuando se trata de las formas no muy distantes entre sí, a la par con la nervadura alar y otros caracteres de valor filogenético innegable.

En aparente contradicción con las conclusiones sacadas a base del análisis morfológico comparativo del tórax, **peciolo** y **postpeciolo**, están los datos que se refieren a la conformación de la cabeza, excepto algunos detalles, como mandíbulas, funículos antenales, etc. En **Pheidole obscurior** la cabeza es ancha, cuadrada, con una escultura muy grosera y el margen occipital muy ancho y casi recto. Los escapos antenales en **Pheidole obscurior** son muy encurvados cerca de su base, que es solamente un poco menos espesa que su ápice; son relativamente cortos, alcanzando apenas el margen occipital de la cabeza. Los artículos del funículo son del mismo tipo como en **Eriopheidole**, siendo un poco menos alargados. En general las cabezas en hembras de **Eriopheidole** y **Pheidole obscurior** son muy distintas. En este sentido **Eriopheidole** representa algo extraordinario en comparación con **Pheidole**.

Sin embargo esta aparente contradicción desaparece después de un análisis de todas las formas de **Pheidole obscurior**, particularmente sus obreras. Resulta que la hembra de **Eriopheidole** en lo que se refiere a la conformación de su cabeza representa nada más que una modificación de obrera de **Pheidole obscurior**, sin "exageraciones" morfológicas adaptativas, correlacion-

(1) En este sentido el dimorfismo sexual acentuado es muy típico para todo el género **Pheidole**.

(2) Kusnezov, N. — El género **Pheidole** en la Argentina, 1950.

nadas con el modo de vida especializado de **Pheidole obscurior** en calidad de una hormiga cazadora.

La conformación general de la cabeza con la parte occipital bien redondeada detrás de los ojos, los escapos largos que sobrepasan por casi $1\frac{1}{3}$ de su largo la parte occipital de la cabeza y reborde del cráneo cerca de la articulación cervical; todos estos caracteres, en forma más acentuada aún, están presentes en obrera de **Pheidole obscurior** y que son completamente ajenos para la hembra de esta especie.

La obrera de **Pheidole obscurior**, es relativamente muy pequeña; mide solamente unos 2,4 — 2,5 mm. de largo, siendo muy parecida a la obrera de **Pheidole fallax**, hasta en los detalles de la escultura del tórax, de modo que al ver las obreras de esta especie sin soldados correspondientes, no es fácil decir de cuál de las dos especies se trata realmente. Solamente el tamaño es un poco inferior en comparación con el de **Pheidole fallax**, el cuerpo es un poco más esbelto y las extremidades un poco más largas. Los soldados de estas dos especies son muy distintos. La convergencia de obreras depende seguramente de su adaptación al mismo modo de vida. Las obreras en este grupo son, en general, mucho más abundantes y activas que los soldados. Los últimos rara vez salen fuera de los nidos. Su contacto con el ambiente es muy reducido en comparación con el de las obreras y su función biológica no está todavía aclarada en todos sus detalles. La vida dentro de los nidos permite pensar que los soldados representan, en casos particulares, más un fenómeno "patológico" dentro de las colonias, con los rasgos de la especialización exagerada (superespecialización) que es una forma absolutamente necesaria para la existencia de la especie. El hecho mismo de que los soldados viven casi siempre dentro de sus nidos, podría significar que ellos existen porque la vida escondida los elimina de la influencia de los factores selectivos del ambiente.

La semejanza parcial entre hembras de **Eriopheidole** y obreras de **Pheidole obscurior** representa un fenómeno de gran importancia. Surge el problema de cuáles son las causas de la aparición de las hembras por parte "obrerizadas" en un género nuevo recién separado de su género madre? ¿Cómo podría aparecer en el transcurso de la evolución una hembra, cuyos caracteres morfológicos reúnen los caracteres de hembra y obrera de su antecesor?

La solución del problema pertenece al futuro. Sin embargo algunos datos, especialmente los referentes a los factores de la determinación de castas, permiten anticipar la dirección de investigaciones que con gran probabilidad permitirá una solución adecuada.

Existen dos conceptos con respecto a la determinación de castas en los insectos sociales, es decir, trofogénico o fenotípico y blastogénico o genotípico. En el primer caso un individuo diploide se desarrolla en la hembra fértil o en la obrera estéril, como consecuencia de la calidad y cantidad del alimento, en el último a causa de los factores intrínsecos, genéticos.

Wheeler (1) y Ezikov (2) con respecto a hormigas aceptan como factor de gran importancia a los factores intrínsecos.

Kerr (3) estudiando el género **Melipona**, llegó a la conclusión de que en este género la determinación de castas es genotípica, de modo que las hembras fértiles son heterozigotas con respecto a dos (**Melipona marginata**) o tres (todas otras especies estudiadas) genes, los cuales siendo homozigotos determinan una obrera.

Según este último autor, en las abejas sociales el mecanismo trofogénico de la determinación de castas es filogenéticamente primitivo y el mecanismo genotípico es secundario. Este último mecanismo es conocido solamente en el género especializado de **Melipona**.

La aparición de este mecanismo en los antecesores de **Melipona**, Kerr lo atribuye a la **sucesión de mutaciones** en los genes con los efectos heteróticos sexualmente limitados (sex-limited heterotic effects).

CONCLUSIONES FINALES

El mayor interés del caso de **Eriopheidole** reside en el hecho de que la separación del nuevo género evidentemente tendría que realizarse sin ninguna participación de la **isolación** geográfica o ecológica, pues **Eriopheidole** vive junto con **Pheidole obscurior**, conservando algunos de los caracteres morfológicos de esta última especie, de modo que su descendencia parece completamente clara. Entonces, no se trata del mismo proceso que el del origen de subespecies o aún de especies, sino de un proceso completamente distinto, cuyas causas todavía no son claras y necesitan un estudio ulterior de parte de los genéticos.

H. Kutter (1950, 350-352) al discutir el origen del género **Doronomyrmex**, que tiene en este sentido mucho en común con **Eriopheidole**, caracteriza este proceso como (p. 351): "eine Art. Mutationslawine, die, einmal ausgelöst, zwangsläufig eine irreversible Änderung des Erbgutes nach der andern nach sich ziehe, sodass innert relativ weniger Generationen in isoliertem Lebensraum eine bleibende, grössere Aufspaltung resultieren würde".

Tales avalanchas de mutaciones, irreversibles y aparentemente dirigidas, están en cierta contradicción con los conceptos existentes y por eso necesitan un estudio especial. Parece que existen en el "interior" de los organismos

(1) Wheeler W. M., 1937.

(2) Ezikov, I., 1934.

(3) Kerr, W. E., 1950.

ciertos factores que en determinados momentos pueden producir nuevas unidades sistemáticas.

Con respecto a la falta de obreras propias en **Eriopheidole**, el autor adhiera a las ideas de Kutter referentes a **Doronomyrmex**. Se puede pensar con gran probabilidad que en ambos casos tenemos etapas iniciales de nuevas líneas filogenéticas y que las obreras tienen que aparecer recién más adelante como un fenómeno nuevo, permitiendo a estos géneros independizarse de sus huéspedes actuales.

Puede ser que **Eriopheidole** simbiótica ya tenga sus obreras propias, las cuales no han sido encontradas por casualidad. Su presencia permitiría comprobar la realidad de la nueva línea filogenética, representada por este género, que como ya hemos visto tiene en la nervadura alar los caracteres más avanzados en comparación con el género **Pheidole**. En este sentido la situación de **Eriopheidole** es completamente distinta de la de los géneros nor-

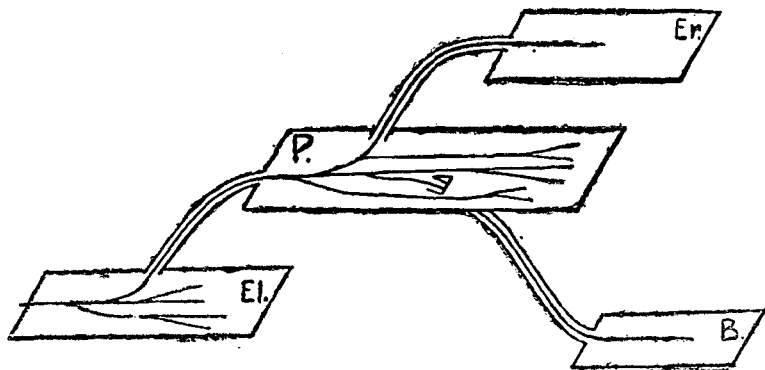


Fig. 10. — Relaciones filogenéticas de **Eriopheidole**

teamericanos **Sympheidole** y **Epipheidole**, que son muy poco distantes del género **Pheidole** mismo.

Las relaciones filogenéticas de **Eriopheidole** están representadas en la fig. 10, según el esquema de A. Sewertzoff (1931). Se puede ver en la fig. cuatro planos horizontales, que corresponden a distintos niveles de la evolución general. El plano intermedio indicado con letra P. (**Pheidole**) pertenece al género **Pheidole**. El plano inferior a la izquierda representa la posición de **Elasmopheidole**, el superior a la derecha la de **Eriopheidole** (**Er.**). El plano inferior de todos a la derecha (**B.**) unida por una curva con el plano de **Pheidole** corresponde a la posición de **Bruchomyrma** con sus caracteres degenerativos, relacionados con el parasitismo social. Tanto **Eriopheidole** como **Bruchomyrma** con derivados de **Pheidole**. Mientras el primero subió al nivel superior, el último se bajó al inferior.

BIBLIOGRAFIA

1. ARNOLDI, K. — Studien ueber die Systematik der Ameisen, VI. — Zool. Anzeiger, 1930, 91: 267-283.
2. BORGMEIER, TH. — Catálogo sistemático e sinonímico das formigas do Brasil. Arch. Mus. Nc. Rio de Janeiro, 1928, 29: 89.
3. BRUCH, C. — Descripción de un género y especie nueva de una hormiga parásita. Rev. Mus. La Plata, 1932, 33: 271-275.
4. BRUCH, C. — Notas biológicas y sistemáticas acerca de *Bruchomyrma acutidens*, Santschi. Rev. Mus. La Plata, 1931, 33: 31-55.
5. BULMAN, O. M. B. — Programe-evolution in the graptolites. Cambridge Phil. Soc., Biol. Reviews and Biol. Procs., 1933, 8: 311-334.
6. CLOUD Jr., P. E. — Some problems and patterns of evolution examplified fossil invertebrates. Evolution, 1948, 322-350.
7. CREIGHTON, W. S. — The Ants of North America. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1950, 104: 1-585.
8. DOBZHANSKY TH. — Die genetischen Grundlagen der Artbildung. 1939, Iena.
9. DUNBAR, C. C. — The geologic and biologic significance of the evolution of the *Fusulinidae*. New York. Acad. Sci., 1945, 7: 57-60.
10. EMERY, C. — Genera Insectorum, 1922, fasc. 174: 100.
11. ESHIKOV, I. — Individual variability and dimorphism of social insects. Amer. Natur., 1934, 68: 333-344.
12. JEANNEL, R. — La genese des faunes terrestres. Paris. 1942.
13. KERR, W. E. — Evolution of the caste determination in the genus *Melipona*. Evolution, 1950, 4: 7-13.
14. KUSNEZOV, N. — El género *Pheidole* en la Argentina. Manuscrito.
15. KUSNEZOV, N. — Un género nuevo de hormigas (*Paranomyrma solenopsidis* - n. gen., n. sp.) y problemas relacionados. Manuscrito.
16. KUTTER, H. — Ueber *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen. — Mitt. Schweiz Ent. Ges., 1950, 23: 347-353.
17. SANTSCHI, F. — Description de nouvelles fourmis de l'Argentine et pays limitrophes. An. Soc. Cient. Arg.s. 1922, 94: 248-251.
18. SANTSCHI, F. — Un nouveau genre de fourmi parasite sans ouvrières de l'Argentine. — Rev. Soc. Ent. Argent., 1930, 3: 81-83.
19. SEWERTZOFF, A. — Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. 1931.
20. SIMPSON, G. G. — Tempo and mode in evolution. New York. 1944.
21. WHEELER, W. M. — Mosaics and other anomalies among ants. Harvard Univ. Press., 1937.